PARALELISMO ENTRE LA VIDA DE LAS CAVERNAS Y LA DE LAS GRANDES PROFUNDIDADES MARINAS

por R. Margalef *

Hubo un tiempo en que tanto las cavernas como las grandes profundidades se creyeron azoicas, sin vida, y en algunos aspectos tal creencia se prolongó hasta mediados del siglo pasado. Después vino el reconocimiento de la multitud de sus habitantes y tanto en uno como en otro caso, se idearon numerosos nombres de raíces griegas preferentemente para designar zonas y distribuciones, en la creencia que esto era hacer ecología. Para algunos de los presentes, probablemente, esta proliferación de nombres son la única semejanza que existe entre la vida de las cavernas y la de las grandes profundidades marinas. Tenemos que examinar si existen analogías de mayor valor.

La relación no será ciertamente de afinidad taxonómica y evolución concreta, porque los casos al apoyo se pueden calificar más bien de excepcionales: los brotúlidos, peces vivíparos de gran profundidad —usualmente de más de 2.000 metros—, tienen algunos representantes en las aguas subterráneas de México y Cuba *(Lucifuga, Stygicola, Typhliasina)*; hay afinidades entre algunos isópodos parcialmente de profundidad *(Bathynomus)* y otros de aguas subterráneas *(Sphaeromides)*; quizá también se puede pretender que las formas más emparentadas a los *Munidopsis*, crustáceos decápodo de las cuevas de Lanzarote, viven en aguas marinas profundas. No es mucho.

Tampoco se puede insistir demasiado en la convergencia de algunos caracteres, como la pérdida de la visión y del pigmento, o la abundancia de sedas sensitivas, o el alargamiento de las extremidades. Esto es importante, pero secundario, un poco como considerar predominantes en el fitoplancton las adaptaciones a la luz y a la temperatura, cierto que estas adap-

* *Presentado en 23 - 11 - 75*

taciones se reconocen, como no podría ser de otra manera, pero los factores que marcan el paso de la danza son otros, a saber, nutriente y turbulencia. Se ha dado mucha importancia a estos caracteres de adaptación a determinados factores del medio, en parte por tenerla y en parte porque la Bioespeleología, por diversas circunstancias, se desarrolló especialmente en un ambiente cultural impregnado de lamarckismo.

Desearía remarcar aquí más bien las semejanzas en la historia evolutiva. Esto no es nuevo, y en este dominio se ha hablado una y otra vez de ortogénesis, o evolución dirigida. En dicho lenguaje yo desearía decir que las ortogénesis de los pobladores de las cuevas y las de los animales abisales se asemejan. Pero al tratar de explicar tal semejanza se desvanece el concepto de ortogénesis, lo cual es útil. A riesgo de sentirme culpable de usar un nombre casi innecesario, desearía decir que, además de la selección, hay una «metaselección» usando esta palabra para designar un estilo de evolución, y no soy desde luego el primero en señalar que existen indudables semejanzas en el estilo de la selección y, por consiguiente, de la evolución en los fondos oceánicos y en las cuevas. Propongo además relacionarlo con características ecológicas —metaecológicas— comunes, que van más allá de ciertos valores (bajos) de la temperatura o de cierta variabilidad (pequeña) de la misma, o de otras propiedades comunes de algunas variables ambientales, aunque quizá el aporte de alimento, si se quiere juzgar como una variable ambiental, puede tener un significado más profundo.

Veamos brevemente algunos aspectos de ecología comparada que, en un principio, podrían proporcionar materiales para debatir la semejanza señalada:

Se ha dado mucho interés a la pérdida de la visión y atrofia de sus órganos. Es notable que esta regresión ha sido más intensa en las cuevas que en el fondo del mar. Los peces ciegos son más frecuentes en cuevas de agua dulce y en aguas marinas costeras que en las aguas marinas profundas (Thinès, 1969). Quizá el menor suministro de vitaminas en las cuevas en relación con el mar han sido un factor de aceleración de dicha regresión en el mundo subterráneo. Pero la verdad es que un gran número de animales marinos de las grandes fosas son ciegos y despigmentados. La luz de origen animal es frecuente en los fondos marinos, pero no falta en las cuevas (el micetofílido *Arachnocampa luminosa*), aunque no sabemos si pue-

de existir cierta relación entre la presencia de luz y la reducción de los órganos de la visión, o su conservación, en la fauna acompañante.

El pigmento carece de significado tanto en la regulación térmica por absorción de la radiación de onda larga, como de protección frente a la de onda corta; por esto no tiene sentido selectivo, estando ausente además el significado en relación con la visión (defensivo, comunicación). El color falta o no tiene sentido y depende de la conservación y función de otros mecanismos de producción y acumulación de productos de metabolismo pigmentados.

La reducción de las alas representa a las formas braquípteras en insectos acuáticos y, de hecho, el polimorfismo alar en los machos de algunos pseláfidos cavernícovas, puede ser quizá comparable al de hemípteros acuáticos, en su distribución en medios de mayor o menor persistencia.

Muchos problemas son particulares a uno solo de los ambientes que se comparan; ciertos animales de las cuevas pueden pasar de agua al ambiente húmedo *(Niphargus, Stenasellus, Bryocamptus)*. La excreción y regulación del agua en los cavernícolas es importante; absorción de agua atmosférica por la superficie del cuerpo, expulsión o acumulación de las excretas, qué sentido tiene la fisograstria, son problemas interesantes sobre los que hay muy poca información.

En el caso de las profundidas marinas, los problemas relativos a las altas presiones ambientales son comparables. Se puede comentar la forma en que se encuentra el oxígeno en las vejigas de peces que viven bajo enormes presiones (formando algo líquido o sólido con el agua?), el efecto, más de un bajo metabolismo que de una gran presión, sobre ciertas simplificaciones del aparato excretor de peces, etc.

En lo que concierne a distribución y comportamiento se pueden encontrar algunas semejanzas que, en parte, se pueden extender a casi todos los ambientes. Las poblaciones, por más uniforme que nos parezca el ambiente, están distribuidas a mancas, de manera contagiosa, y esto se sabe bien en las cuevas, donde ciertas zonas son más pródigas en determinadas especies a los entomólogos, y en el mar, donde la exploración fotográfica describe una heterogenidad considerable. La diversidad tratándose de am-

bientes poco favorables a la vida, resulta sorprendentemente elevada en los grandes fondos marinos y no es pequeña en las cuevas, como corresponde a ecosistemas estables (en sentido de persistentes igual a si mismos) y maduros, pero con pocos recursos. En las cuevas la diversidad se reduce en las manchas con guano, o por la influencia humana.

Los ritmos de actividad y de reproducción conservan sin duda su utilidad, para sincronizar la biología de los distintos individuos de la especie. Existen en algunos animales de gran profundidad y en diversos habitantes de las cuevas. Se podría pensar que faltan estímulo para poner en hora los ritmos endógenos, pero no es cierto. El interior de las cuevas está afectado por ondas de presión atmosférica: la humedad puede variar anualmente: el fondo del mar recibe mensajeros químicos de la periodicidad en superficie. El estudio del comportamiento de especies coexistentes en un ambiente muy estable, con posibles interacciones, defensas, etc., promete ser muy interesante, aunque difícil. No sabemos hasta que punto pueden contribuir a ellos los laboratorios subterráneos. Siempre se me antoja que hay algo de magia en ellos, como en la incubación «in situ» de los oceanógrafos. Con perdón.

El metabolismo de animales de las cuevas y de los grandes fondos marinos es relativamente bajo. El metabolismo de animales de las cuevas (crustáceos entre 1/3 y 1/7 del de formas externas (Desco-Derouet, 1953,1959) y de estos mismos datos se puede deducir que el coeficiente del aumento del metabolismo con la temperatura (Q_{10}) es doble para los de aguas subterráneas que para los epigeos, lo cual indica su adaptación a un nivel bajo de la escala —que por analogía se puede suponer asociado a un metabolismo total menor, por restricción del campo de variación—.

Quizá el gran tamaño de los eritrocitos de *Proteus* tenga relación con su bajo metabolismo y se puede sospechar que puede ir unido a un mayor tamaño de otras células del cuerpo. En isópodos de profundidad (o de aguas frías) se ha reconocido que el tamaño de las células es relativamente muy grande. Pero esto no es general, pues los lamelibranquios abisales en miniatura a que aludíamos tienen células pequeñas. El tema del tamaño de las células —y número de cromosomas— puede ser un tema de interés en relación con los copépodos cavernícolas. Los de cuevas son con pocos cromosomas, de tamaño pequeño y producen pocos huevos. Típicamente son

formas reptadoras derivados de grupos comunes en aguas cálidas. No hay en las cuevas, por ejemplo, ciclópidos derivados del grupo *strenuus* dentro del género Cyclops, nórdicos, recientes y poliploides.

Muchos animales intersticiales son neoténicos, con apéndices de pocos artejos, tamaño pequeño, etc., aunque dentro de algunos grupos se conocen formas de diverso tamaño (*Ingolfiella,* 2-14 mm) cuyas relaciones convendría estudiar. *Proteus* y otros anfibios se pueden considerar también como neoténicos. Pero en una gran parte de la fauna este no es el caso. Los diplópodos de las cuevas (Bröleman, 1923) son más largos y corpulentos, con más segmentos, atraviesan más mudas y viven más tiempo. Insectos y quilópodos parecen también derivables de formas pequeñas de otros ambientes y muestran, respecto a ellos, un tamaño aumentado y desarrollos alométircos (hipertelia) que afecta a diversos apéndices. Esto correspondería al aparente gigantismo de isópodos, holoturias y otros animales abisales, algunos de los cuales, sin embargo, no son tan exclusivos de los fondos, y ascienden en aguas antárticas y algunos, incluso en aguas cálidas pero estables. (*Bathynomus* en las costas de Venezuela).

La fauna de las cuevas y la fauna de las profundidades marinas es de distinto origen. La de las cavidades subterráneas, procede del suelo, de la fauna intersticial y quizá de ríos. Ha podido existir un transporte acelerado por corrientes, por ejemplo en *Niphargus,* cuya distribución contrasta grandemente con la de *Pseudoniphargus* y *Haploginglymus,* a su vez *Niphargus* procede probablemente de las *Eriopisa* marinas y es un ejemplo de otras conexiones que pudieron ser muy importantes en animales acuáticos de la fauna intersticial costera y de agua dulce. En el mar, la región más antigua no es el fondo, sino el margen de las placas continentales, donde han podido existir formas antiguas y presentarse afinidades que compartiría con la intersticial biogeograficamente se entiende.

El fondo de los océanos ha experimentado cambios térmicos relativamente recientes e importantes. También el ambiente de las cuevas es menos constante de lo que se pretende. No es tan esencial esta constancia si es conmesurada con la duración de vida de los seres. Esto es lo decisivo para la evolución.

Pero en cualquier caso, tanto la fauna de las cuevas como la de los

fondos marinos parece integrada por elementos de orígenes muy diversos. Probablemente no hay mucha razón para hablar de fósiles vivientes (el libro de Jeannel, 1943), ni en cuevas ni en el fondo de los mares, por lo menos como característica común, aunque no puede negarse que entre sus pobladores los hay de caracter arcaico (*Neopilina,* algunos troglobios). Sin embargo, la misma demografía explica cierto conservatismo, pero esto es simulado también por la persistencia de reliquias en relación con los cambios climáticos del exterior. A la marcha que vamos, si las cuevas no se alteraran —que se alteran más que la superficie de la tierra— es claro que contendrían muchas reliquias. La biogeografía está sujeta a otros factores; ausencia de cuevas en regiones no calizas, y al pasado de las glaciaciones que aniquilaron la fauna subterránea.

Además de fósiles vivientes se puede hablar de evolución regresiva? Tendría quizá sentido en relación con deformaciones en la cabeza de barbos (Heuts) o con la indudable pedomorfosis de *Proteus* y otros animales. Pero tampoco se puede generalizar mucho. Se trata de la existencia de filtros selectivos, no sustancialmente distintos de los que operan en otros ambientes, y las estrategias para pasarlos son variadas, y el origen de los organismos que los superan es muy diverso. Como en casi todos los ecosistemas.

A mi manera de ver las semejanzas son en el estilo de la evolución (metaselección), reflejo de la demografía y no son poco importantes. La base sería el disponer de poco alimento, pero seguro y estable, que ha conducido a poblaciones de bajo metabolismo y larga vida, características que se acentúan cuando la temperatura es baja, o la presión elevada (que biológicamente tiene en parte, y sólo en parte, efectos análogos) o las dos circunstancias concurren a la vez.

En consecuencia, el extremo más importante a dilucidar es el transporte de alimento y energía. Tanto las cuevas como las grandes profundidades marinas se caracterizan por carecer de productores primarios, y depender de fuentes de energía ajenas. En el caso del océano el mecanismo es bastante bien conocido. Hay un sistema reticulado —o mejor, convergente— que conduce hasta el fondo una pequeña parte de la producción primaria de las aguas superficiales iluminadas. Este transporte está organizado en numerosos escalones y se hace con la intervención de muchos ani-

males, como transportadores directos, al comer arriba y excretar abajo, o indirectos, al moldear los excrementos en pequeños paquetes, de velocidad de sedimentación relativamente elevada. De esta forma el material que llega al fondo, en pequeñas partículas lo hace con gran uniformidad, aunque hay que aceptar que los motivos persistentes de distribución superficial se reflejan en el fondo y, por ejemplo, la fauna de grandes profundidades es más rica debajo de las zonas más fértiles de afloramiento o en el Ecuador. Pero, a una escala menor, el alimento se uniformiza sobre el espacio y hasta, en parte, sobre el tiempo, por integración, a la vez que el material que alcanza al fondo es una parte muy pequeña de la producción primaria probablemente siempre inferior al 5%.

Algo parecido ha de ocurrir en las cuevas, aunque en ellas el mecanismo de transporte no se ha cuantificado adecuadamente, lo cual constituye un campo nuevo de estudio lleno de promesas. Si procedemos por analogía con las aguas marinas deberemos distinguir un transporte con el agua y otro por organismos. No sabemos si el transporte por animales puede ser importante, en el sentido que animales de suelo migren alternativamente entre unos pocos centímetros superficiales, otros que se alimentan de aquellos entre unos decímetros, y así sucesivamente hasta llegar a las cuevas o al mundo subterráneo en general. Tal mecanismo parece improbable por el consumo de energía que representaría sin utilidad evidente y probablemente ha de ser descartado, pero antes de hacerlo hay que mirar más de cerca los datos que se tienen, o hacer nuevas observaciones apropiadas; es decir, el transporte por animales de alguna manera llevaría a las rendijas o a partes en comunicación con el mundo hipógeo que se estudia. Es claro que los animales del suelo con gran cantidad de alimento son ecológicamente y evolutivamente muy distintos de los de las cavidades subterráneas o sistemas de pequeñas cavidades en comunicación con las mismas —o únicas— en las que ahora fijamos nuestra atención.

Las aguas corrientes subterráneas aceleran el transporte, de toda clase de materiales en disolución y suspensión. Por esto los pobladores de intersticios o de aguas corrientes subterráneas son claramente distintos de los verdaderos troglobios y disponen fundamentalmente de más alimento, como los que disponen de él gracias a otro sistema de transporte, es decir, los que viven en el guano de los murciélagos. El transporte a través de aberturas grandes es siempre importante en la biología de las cuevas. Los peces de

cuevas son diferentes con los que habitan las aguas freáticas en regiones áridas, y esto tiene que ver también con su evolución respectiva.

En los fondos marinos, el paralelo que acude a la pluma son los cañones submarinos a lo largo de los cuales y en forma de corrientes de turbidez se transportan materiales más costeros que aportan elementos nutritivos, a la vez que representan la amenaza de la desestabilización de las comunidades por enterramiento o remoción del sustrato. Fenómenos parecidos pueden acontecer debajo de las zonas de afloramiento. En el mar, por fotografía, se reconoce que hay animales muy corpulentos en los grandes fondos, capaces de moverse sobre distancias considerables y de subsistir con una explotación moderada de la fauna abisal. Nada de esto es factible en cuevas, donde no cabe pensar en el «depredador superprudente».

Las animales de las grandes profundidades comen sedimento o son carnívoros y generalmente su espectro de alimentación es amplio. Lo mismo ocurre en las cuevas, necesariamente los cavernícolas han de tener gusto y dieta amplia, pero cual es su forma de alimentación, excepto para los claramente carnívoros y especializados en presas de determinado tamaño, es cosa poco conocida.

Probablemente la mayor aportación en cantidad de alimento a las cavidades subteráneas ocurre de forma diversa que por transporte horizontal brutal (agua, movimiento de animales o turistas) o por migración de animales del suelo. Las raices pueden ser un elemento y aun más los hongos, que son los agentes transportadores de la naturaleza. La distribución de hifas merece un estudio más detallado y la posibilidad de que los animales la autoricen y aun que estimulen aglomeraciones locales de producto con efectos mecánicos y químicos de mordisqueo. Otro elemento de transporte puede ser el agua, si contiene materia orgánica, desde luego, pero también con un transporte químico de energía, por ejemplo, agua que contenga hierro ferroso o sulfhidírico, como consecuencia de su paso a través del suelo, o de capas con materia orgánica, que proporciona energía para la reducción de algunos compuestos. Parte de esta energía es recuperada por bacterias que utilizan reacciones exotérmicas, por ejemplo de la oxidación del hierro, o de la formación de sulfato o separación de azufre, fenómenos que ocurren en superficies estalactíticas y que no sabemos hasta qué punto van acopladas con la precipitación de carbonato cálcico. Bacterias, actinomicetes y hongos

sería, por tanto, posibles eslabones importantes en el mecanismo de transmisión de energía y es una pena que no existan datos cuantitativos que hagan de las líneas anteriores algo más que una simple especulación. Otro elemento de transporte quizá mejor conocido es la arcilla transportada por el agua, vehículo de materia orgánica (donde es posible además la fijación de N por vía microbiana). Son varios los crustáceos de aguas subterráneas que comen arcilla, como otros de aguas superficiales *(Niphargus, Bogidiella).*

La baja cantidad de alimento es lo esencial, porque lleva implícita cierta constancia, o una constancia mayor que si el alimento pudiera ser abundante. La demografía es estable y puesto que R^0 es poco superior a uno, al considerar $\ln R^0 = aT$, en que T es el tiempo de una generación, T puede sin inconveniente ir aumentando.

Se encuentran casos extremos entre coleópteros *(Bathysciinae, Trechinae)*, en que la especialización lleva a un ovario, con un solo ovaríolo, y la puesta de un solo huevo muy grande cada vez, del que sale una larva que no come y que pronto pupa, mientras que la vida del adulto se prolonga varios años. Lo mismo ocurre con animales acuáticos. El isópodo *Angeliera* lleva un solo huevo del que sale un animal muy avanzado; los peces cavernícolas *Ablyopsidae* incuban en las branquias. En general los animales de las cuevas viven mucho más tiempo que los parientes epigeos, los *Niphargus,* por ejemplo, hasta 6-8 años mucho más que los *Gammaros.*

En los grandes fondos marinos, igualmente, la protección de los huevos, disminución de su número, y prolongación relativa de la duración de la vida, parecen ser características generales. Es raro encontrar larvas nadadoras, como las del braquiópodo *Dedagodiscus* que constituyen una excepción. Los lamelibranquios abisales son verdaderas miniaturas, con un gran desarrollo de los palpas, un pequeño desarrollo de las branquias y produciendo un número muy pequeño de huevos (2) cada vez.

Hoy día es de actualidad oponer la estrategia de la r y la estrategia de la K, como extremos opuestos de un contínuo evolutivo, entre las especies oportunistas, con gran flujo de energía a través de la biomasa y las especies muy adaptadas a un ambiente muy estricto, o por lo menos capaces de mantener una alta biomasa con un muy menguado flujo de energía a su través. Es claro que las tendencias evolutivas en las cuevas y en las grandes profun-

didades marinas convergen o coinciden en un predominio de la estrategia de la K, lo cual está de acuerdo en el tipo predominante de la demografía y con el bajo metabolismo que se observa en las respectivas especies.

Esto influye ciertamente sobre la diferenciación genética local. Los espelólogos estuvieron particularmente impresionados por la variación local. Esto ha influído sobre su actitud en la taxonomia. Pequeñas diferencias, tanto más probables al disponer de series poco numerosas de ejemplares, justificaban la descripción de especies distintas. Se explicaba por el aislamiento genético. Pero pueden existir fisuras de comunicación entre unas y otras cavidades de un macizo. Podemos preguntarnos si se espera una gran diferenciación genética local incluso con posibilidades de flujo genético. La respuesta es sí, porque la diferenciación tiene más que ver con la lenta dinámica de las poblaciones y sus propiedades generales que con el aislamiento. Valentine y Ayala parecen un poco sorprendidos al encontrar un gran polimorfismo enzimático en un braquiópodo de profundidad *(Fricleia)*, polimorfismo, de expresión local y que ecompaña en este caso a una morfología muy constante. Sería interesante y es urgente un análisis de la diferenciación enzimática (genética) de los troglobios.

Aun desearía añadir, para terminar, otro aspecto importante en la bio logía de animales de cuevas y fondos marinos. Los organismos seleccionados bajo la estrategia de la K son muy importantes —nosotros lo somos. Estos animales —o plantas— son más numerosos, como se puede suponer, en ecosistemas estables, o hechos estables por los propio organimos —como las hormigas o el hombre—. Son, por tanto, muy numerosos en los ecosistemas estables de los arrecifes de coral y del bosque tropical. Aquí he usado estable en un sentido común entre los naturalistas de antaño, porque ahora son más conscientes de las dificultades semánticas. Estables significaba que permanecen iguales a sí mismos —si no hay perturbación extraña—. De hecho estos sistemas son los más frágiles cuando están sometidos a agentes que no los acompañaron en su evolución, como es la destructiva acción humana. Bien, hoy día los ecosistemas más estables en aquel sentido son de zonas cálidas, pero es la poca variabilidad de las condiciones externas lo que es importante y no la temperatura alta. La sustitución de la estrategia de la r por la de la K, prevalente en estos sistemas, se acompaña de una disminución de la entropia que se exporta para mantener en pie cierta cantidad de biomasa. Y aquí viene el aspecto teóricamente más importante. Puesto que los

ecosistemas de condiciones más constantes están hoy bajo los trópicos, por mucha que sea la tendencia a disminuir la producción de entropia, esto sólo puede conseguirse hasta cierto punto, porque por el simple hecho de realizarse las reacciones a temperatura alta, por este simple hecho, toda la reducción de entropia que pueda conseguirse por una organización especial, no puede llevarse más allá por la imposición de la temperatura a la que se hacen los cambios de energía. ¿Comprenden ahora el interés extraordinario que tiene en ecología general el estudio de ecosistemas —aunque sean truncados, es decir, sin productos primarios— en los que la estrategia de la K ha podido seguir predominando, pero en los que los cambios, el metabolismo, la transferencia de energía, se realizan a temperaturas bajas —pero no excesivamente bajas, es decir, con agua líquida y a temperatura constante— de manera que por este motivo el aumento de entropia no es tan grande como en los tropicales? Cierto que se podría decir que estos sistemas son susceptibles de alcanzar un grado mayor de madurez en su organización.

REFERENCIAS

BROLEHMANN, H. W.—1923. Blaniulidae (Myriapodes) (1ère. série). *Biospeologica*, 48. (*Arch. Zool. exper. Géner.*, 61).

DRESCO-DEROEUT, L.—1953. Etude comparée du métabolisme respiratoire chez certaines espèces de crustacées cavernicoles et épigés. *Notes Biospéologiques*, 8.

— 1959.Contribution à l'étude de la biologie de deux crustacés aquatiques cavernicoles, *Gaecosphaeroma burgundum* D. et *Niphargus orcinus virei* Ch. *Vie et Milieu,* 10.

HESSLER, R. R. & P. A. JUMARS.— 1974. Abyssal community analysis from replicate box cores in the central north Pacific. *Deep-Sea Res.*, 21: 185-209.

HEUTS, M. J.—1953. *Symp. Soc. Exper. Biol.*, 7: 290-309.

JEANNEL, R.—1943. *Les fossiles vivants des cavernes.* Gallimard, Paris.

MENZIES, P. J., R. Y. GEORGE & G. T. ROWE.—1973. *Abyssal environment and ecology of the world oceans.* John Wiley & Sons, New York, etc., 488 p.

SANDERS, H. L. & J. A. ALLEN.—1973. Studies on deep-sea prosobranchia (bivalvia): Prologue and the pristiglomidae. *Bull. Mus. Comp. Zool. (Harward)*, 145: 237-262.

THYNES, G.—1969. *L'évolution régressive des poissons cavernicoles et abyssaux.* Masson, Paris, 394 pp.

VALENTINE, J. W. & F. J. AYALA.—1975. Genetic variation in *Fricleia halli,* a deep-sea brachiopod. *Deep-Sea Res.*, 22: 37-44.

VANDEL, A.—1964. *Biospéologie. La Biologie des animaux cavernicoles.* Gauthier-Villars, Edit., Paris, 619 pp.

WILKINS, N. P.—1973. Genetic variation in marine bivalvia (Mollusca). *Science,* 182: 946.